Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXV, n° 18
Bruxelles, juillet 1959.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXV, nr 18
Brussel, juli 1959.

NOTES SUR LES MAMMIFERES.

XLVII. — Le pied du Cheval, de ses congénères actuels et de ses ancêtres présumés,

par Serge FRECHKOP (Bruxelles).

Les paléontologues distinguent, avec précision et d'après les moindres détails des fragments squelettiques fossilisés, divers g e n r e s éteints d'Equidés; au contraire, lorsqu'ils arrivent aux représentants actuels de cette famille, ils les confondent sous un seul nom générique : *Equus* (1). Il y a cependant des différences au moins aussi marquées entre le Cheval, l'Ane, le Zèbre, qu'entre, par exemple, le (†) *Meryhippus*, le (†) *Pliohippus*, le (†) *Anchitherium*. D'autre part, il n'y a aucune raison d'admettre que les Equidés actuels africains au pelage rayé, les Equidés sauvages vivant en Asie et les Equidés américains ayant vécu jusqu'à la fin du Pléistocène, soient tous issus d'un même g e n r e. On est également loin de la vérité lorsqu'on range dans une même e s p è c e — *Equus caballus* LINNÉ — le Cheval de trait brabançon ou percheron, le Cheval arabe, les Poneys de Shetland, etc.; il n'y a, en effet, aucune preuve de leur provenance d'une même forme ancestrale. Il n'y a pas davantage de motif de croire que tous les Equidés fossiles tridactyles puissent être considérés comme les ancêtres directs des genres actuels : *Equus, Hemionus, Asinus, Dolichohippus* et *Hippotigris* (2).

Il est possible, en effet, de distinguer parmi les Ongulés hippomorphes fossiles les formes tridactyles chez lesquelles tous les doigts de chaque

(1) La littérature concernant l'évolution du Cheval étant très vaste, on en trouvera l'essentiel dans les ouvrages de O. ABEL (1928), de G. G. SIMPSON (1951), de R. LAVOCAT (1955) et de J. VIRET (1958).

(2) Concernant les genres actuels de la famille des Equidés voir E. BOURDELLE (1955, p. 1063-1088).

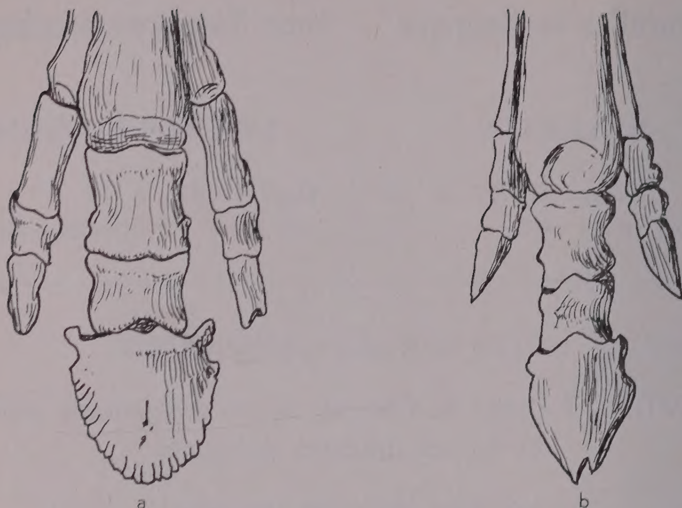


Fig. 1. — Squelette de pieds : a) pied antérieur du (†) *Anchitherium* (Miocène supérieur de l'Europe); d'après W. KOWALEVSKY; b) pied postérieur du (†) *Miohippus* (Oligocène supérieur de l'Amérique du Nord); d'après OSBORN et WORTMAN (in : O. ABEL, 1928).

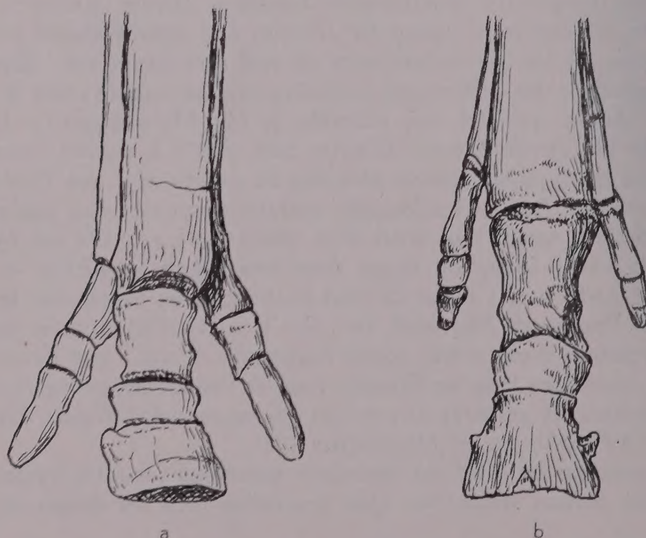


Fig. 2. — Squelette de pieds antérieurs d'Equidés fossiles : a) du (†) *Mesohippus* (Oligocène moyen de l'Amérique du Nord); b) du (†) *Hipparion* (Pliocène inférieur de l'Europe). (Dessins exécutés d'après les figures données par O. ABEL, 1928).

pied touchaient le sol et les formes chez lesquelles les doigts marginaux d'une extrémité n'y arrivaient pas. Ces formes à doigts marginaux (IIe et IVe de l'extrémité pentadactyle ancestrale) sensiblement plus courts que le doigt III, étaient le plus souvent semi-digitigrades ou phalangigrades plutôt qu'onguligrades; ceci est attesté par la forme pointue de la phalange unguéale de leur doigt médian (fig. 1).

On peut donc reconnaître, parmi les Hippomorphes fossiles, des genres longi-marginaux et des genres brevi-marginaux (fig. 2). Autrement dit, il est important de savoir lequel des deux processus — le passage de la phalangigradie à l'onguligradie, ou le raccourcissement des doigts marginaux — a précédé l'autre dans telle ou telle lignée d'Hippomorphes.

Une comparaison de ces Ongulés mésaxoniens avec des Ougulés paraxoniens peut être utile pour montrer l'importance de ce détail dans le processus de la transformation des extrémités (3); elle paraît ici parfaitement admissible, étant donné que chez les Ruminants, les métacarpiens et les métatarsiens correspondant aux doigts III et IV, sont fusionnés en un os canon qui est fonctionnellement équivalent au métapodien médian des Périssodactyles (auxquels appartiennent, comme on le sait, les Equidés). Or, parmi les Paraxoniens, les Camélidés, chez lesquels il n'y a plus de doigts marginaux (le IIe et le Ve, en l'occurrence), n'ont pas pu devenir onguligrades.

Il faut noter que dans le cas des Hippomorphes fossiles à extrémités longimarginales (fig. 2a), on est en présence d'un état de structure semblable à celui que l'on trouve dans les extrémités des Rhinocéros ou des Tapires actuels (4). D'autre part, la forme pointue de la phalange unguéale du doigt médian des Hippomorphes tridactyles tels que (†) *Anchitherium*, (†) *Miohippus*, (†) *Parahippus*, etc., suggère que ces animaux avaient les doigts de chacun de leurs pieds capables de s'écarter l'un de l'autre, tout comme ceux des Tapirs (fig. 3), chez lesquels « l'appui se fait par la face plantaire des premières et secondes phalanges grâce à un vaste coussinet plantaire sous-phalangien » et « commun à l'ensemble des doigts » (BRESSOU, 1950, p. 140). Aussi la pelote de chaque doigt de ces Equidés fossiles, — malgré que le doigt médian de leurs membres ait été plus développé que les doigts qui le flanquaient, — devait-elle être semblable aux pelotes digitales des Tapiridés. Il n'y a par conséquent aucune raison d'admettre que le doigt médian des

(3) Pour être mieux compris par des lecteurs moins familiers avec la systématique des Ongulés, il est peut être utile de rappeler ici qu'on appelle « mésaxoniens » ceux d'entre ces animaux chez lesquels l'axe des extrémités passe par le IIIe doigt (de l'extrémité prototype) qui est le plus long, et « paraxoniens », ceux chez lesquels cet axe passe entre le IIIe et le IVe doigts qui sont de longueur égale mais dépassent les autres doigts.

(4) On se souviendra que les Tapirs, contrairement aux Rhinocéros, ne sont tridactyles que par les membres postérieurs, leurs membres antérieurs conservant encore le Ve doigt, tout comme l'avaient, parmi les Hippomorphes fossiles, les extrémités antérieures du (†) *Eohippus*.

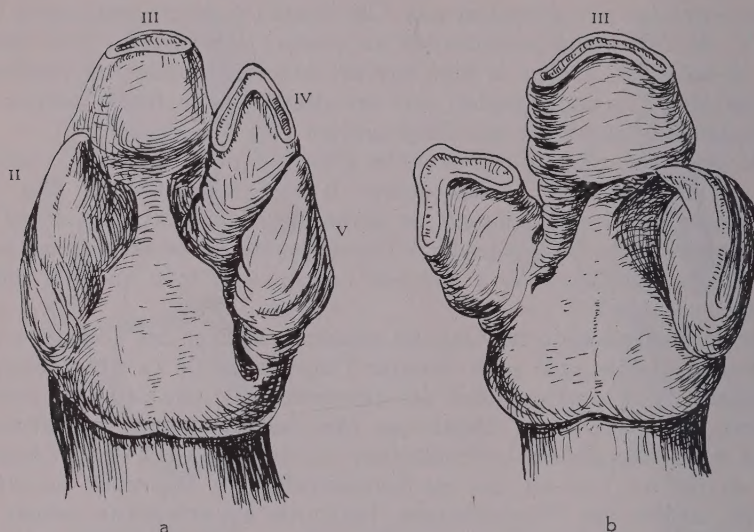


Fig. 3. — Pieds du Tapir *(Tapirus)* vus du côté plantaire : a) antérieur (gauche); b) postérieur; les chiffres romains, ajoutés sur cette figure à l'image originale, indiquent les numéros des doigts. (D'après C. Bressou, 1950).

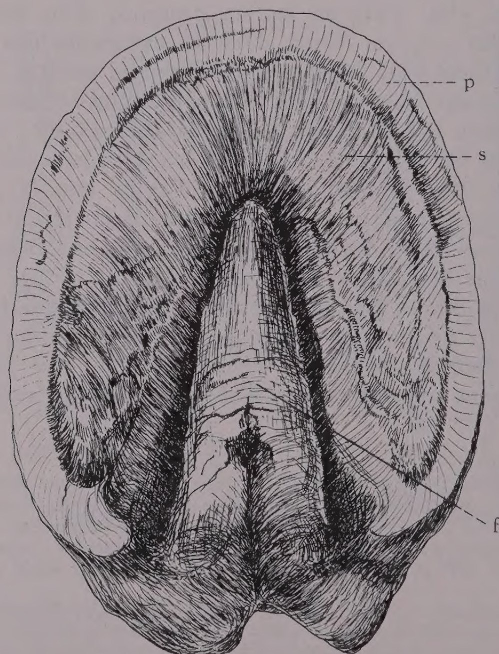


Fig. 4. — Vue inférieure d'un sabot de Cheval de trait belge; f = fourchette; p = paroi (ou muraille); s = sole (1/2 de la grandeur naturelle).



Fig. 5. — Vue palmaire d'un pied antérieur d'un Rhinocéros africain noir *(Diceros bicornis)*. (Réduit).

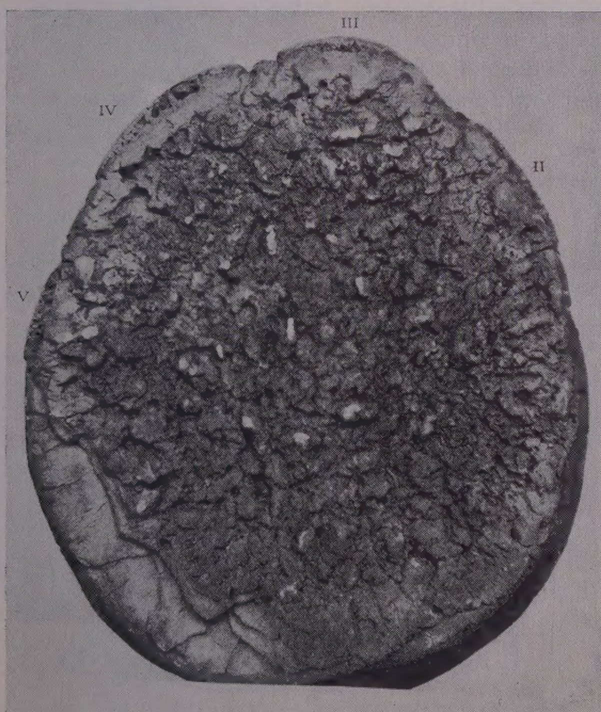


Fig. 6. — Vue palmaire du pied antérieur droit d'un Eléphant d'Afrique *(Loxodonta africana)*. (Réduit).

Equidés fossiles ait pu avoir un onglon pareil à celui qui, dans les pieds des Equidés actuels, constitue la paroi (ou la muraille) du sabot et occupe plus des trois quarts du périmètre inférieur de celui-ci, ce contour étant complété par la fourchette du sabot (fig. 4). Cette dernière n'existait donc pas chez les chevaux tridactyles.

* * *

La capacité mentionnée des doigts d'un membre de s'écarter l'un de l'autre est beaucoup plus réduite chez les Rhinocéros (fig. 5) que chez les Tapirs et devient nulle chez les Eléphants, chez lesquels les doigts d'une extrémité sont réunis jusqu'aux onglons (fig. 6). Ainsi, tandis que les pieds des Tapirs se rapprochent encore, par leur conformation, de ce type d'extrémité qu'on désigne du nom patte, les pieds des Eléphants ont la forme de piliers et ceux des Rhinocéros constituent la transition d'un type à l'autre.

Cette transformation des extrémités en colonnes, corrélative à l'acquisition de l'allure onguligrade (5), est due à un enroulement, — à la manière d'un morceau de carton qu'on roule en tube ou en cornet — des autopodia, originellement plats. En effet, dans une extrémité pentadactyle de Mammifère plantigrade, les doigts peuvent avoir une position parallèle ou légèrement étalée en éventail; dans ce dernier cas, dans une extrémité tendant à se mettre sur les pointes des doigts, ceux-ci pour garder le contact avec le substratum, sont obligés de se rapprocher l'un de l'autre et de se poser sur un périmètre plus ou moins circulaire

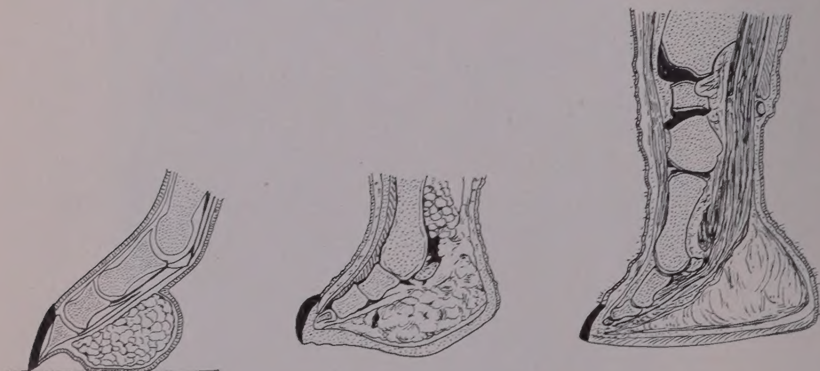


Fig. 7. — Coupes verticales passant par le doigt médian des pieds de :
a) Tapir indien (d'après C. Bressou, 1950);
b) Rhinocéros (d'après E. Bourdelle, 1955);
c) Eléphant indien (d'après Max Weber, 1928);
(dessins modifiés).

(5) Les pieds des Eléphants s'appuient sur le sol par le bord de leurs onglons.

d'une surface plus réduite, tendant à devenir un point. On peut aisément se rendre compte de ce processus évolutif en posant la main avec les doigts écartés sur une table, puis en soulevant l'articulation du poignet tout en ayant soin que les bouts des doigts ne quittent pas la surface horizontale.

La fusion des pelotes digitales en un coussinet plantaire commun, constitué essentiellement par du tissu élastique, contribue à la formation de membres pareils à des piliers. Sur des coupes verticales, passant par le doigt médian d'un Tapir, d'un Rhinocéros et d'un Eléphant, on voit l'importance fonctionnelle croissante de ce tampon (fig. 7). Simultanément, on constate, sur les squelettes de ces animaux cités, que la forme des phalanges unguéales devient de plus en plus obtuse.

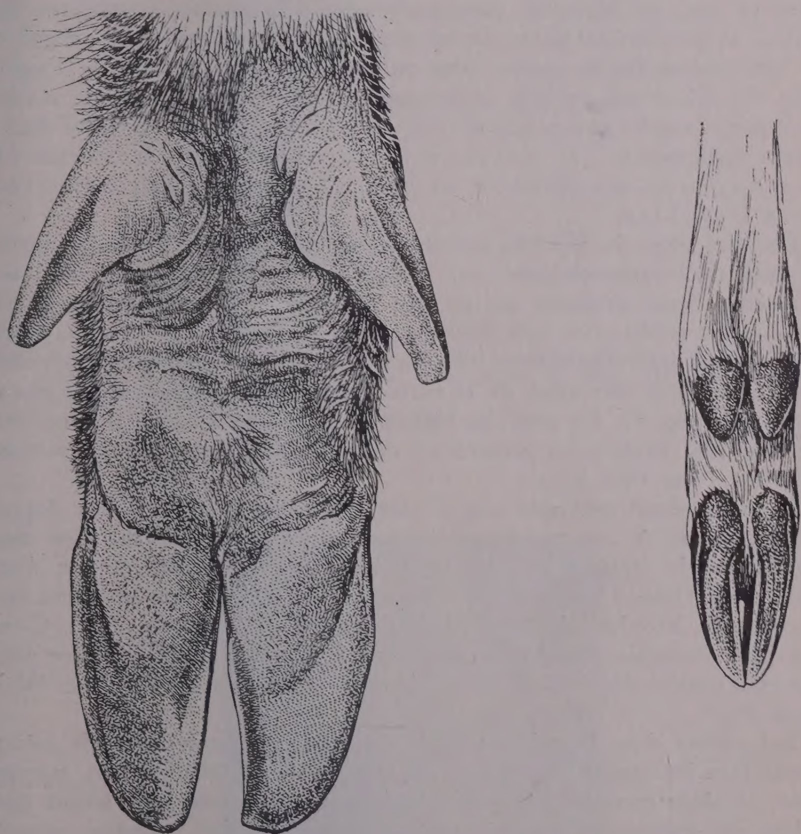


Fig. 8. — Vue postérieure des pieds :
à gauche, de Sanglier *(Sus scrofa)* (d'après W. Kiessling, 1925; 3/4 de la grand. natur.) : à droite, de Chevreuil *(Capreolus capreolus)* (d'après F. von Raesfeld, 1923; grand. natur.).

Lorsqu'on compare,à un autre point de vue, les pieds d'un Eléphant, d'un Rhinocéros et d'un Equidé actuel, on voit que, dans cette série, à la réduction du nombre de doigts correspond la diminution progressive de la surface d'appui molle (ou sole) à l'avantage du développement des onglons; et c'est au point que, chez les Equidés actuels, l'onglon de l'unique doigt (du IIIe du prototype) constitue, comme il a déjà été dit plus haut, la partie prédominante du sabot (fig. 6, 5 et 4).

Le changement dans la position réciproque des doigts, au cours du processus évolutif de l'enroulement en tube de l'autopodium initialement plat (6), concerne tous les Ongulés et non les Mésaxoniens seuls.

Or, on peut voir, dans une série de Paraxoniens (ou Artiodactyles), telle que, par exemple, celle constituée par l'Hippopotame, le Sanglier et le Chevreuil, que les doigts marginaux d'une extrémité (les doigts II et V, dans ce cas) se déplacent progressivement à la surface postérieure de celle-ci et parfois à tel point que les onglons de ces doigts — les « ergots » — viennent en fin de compte plus ou moins en contact l'un avec l'autre (fig. 8). Et ce qui est très important à retenir pour la présente étude, c'est que, dans les cas pareils à celui du Chevreuil (et de certaines Antilopes également), la surface originellement antérieure des onglons marginaux se trouve maintenant orientée vers l'arrière.

En effet, chez les Equidés actuels, les métacarpiens et les métatarsiens marginaux (correspondants aux doigts II et IV du prototype) ou « stylets » sont déplacés sur la face postérieure du métacarpien et du métatarsien médians de telle manière que la surface de ces éléments marginaux, qui était l'antérieure chez les ancêtres pentadactyles, participe maintenant à la formation de la surface postérieure du métacarpe et du métatarse (fig. 9). De plus, les éléments métapodiens marginaux réduits ne sont pas droits mais présentent, dans chaque pied, deux convexités tournées l'une vers l'autre.

Il paraît donc probable que si des rudiments d'onglons des doigts correspondant à ces stylets, étaient conservés, malgré l'atrophie des phalanges, ils seraient au nombre de deux à chaque pied et non d'un seul, comme l'est l'ergot, cette formation kératineuse qui se trouve sur l'arrière du boulet du pied caballin (ou asinien, etc.) (fig. 10). C'est pourquoi il semble erroné d'admettre que l'ergot des Equidés puisse présenter le vestige des onglons réunis de deux doigts marginaux (IIe et IVe) disparus.

Les sabots d'un Equidé ne sont ni de même grandeur, ni de même forme tous les quatre : les traces des extrémités antérieures sont, comme c'est de règle pour les Mammifères, l'Homme compris, plus larges que celles des extrémités postérieures et l'asymétrie des contours permet facilement de distinguer le sabot d'un pied droit de celui d'un pied gauche : les maréchaux-ferrants le savent de tout temps.

(6) Comme, parmi les Mésaxoniens, il l'est resté chez les Damans (*Procaviidae* ou *Hyracidae*).

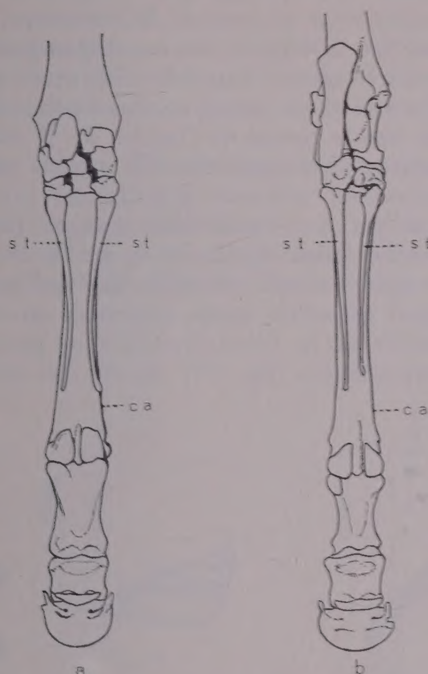


Fig. 9. — Vue postérieure du squelette du pied antérieur gauche (a) et du pied postérieur gauche (b) du Cheval; ca = canon; st = stylet. (D'après E. BOURDELLE et C. BRESSOU, 1937; modifié).

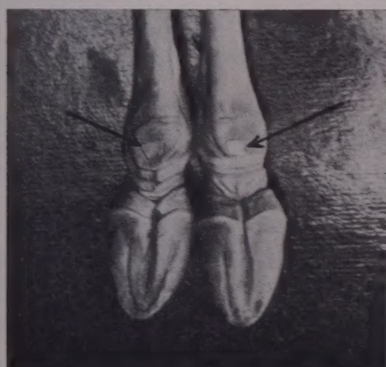


Fig. 10. — Photographie des pieds postérieurs d'un fœtus de Cheval montrant la forme et la position des ergots.

Il en est de même pour l'ergot que pour le sabot : ni par sa forme, ni par sa position l'ergot n'est symétrique. Si l'on coupe, dans un pied de Cheval, la peau suivant la longueur du membre et juste au milieu de sa surface postérieure, on trouve l'ergot du côté extérieur de la ligne de coupe (fig. 10). On a ainsi une raison de plus d'admettre que cet élément kératineux pourrait être le vestige de l'onglon du Ve doigt de l'extrémité pentadactyle ancestrale, plutôt que celui des onglons réunis des doigts II et IV.

D'autre part, la paroi d'un vrai sabot (7) ne pouvait se développer au point d'entourer l'extrémité du pied sur plus de trois quarts de son périmètre inférieur qu'à condition que les onglons des doigts marginaux d'un pied tridactyle soient supprimés ou rejetés en arrière. Or, la structure bifide de la fourchette d'un pied d'Equidé monodactyle montre précisément (fig. 11) qu'elle est composée de deux

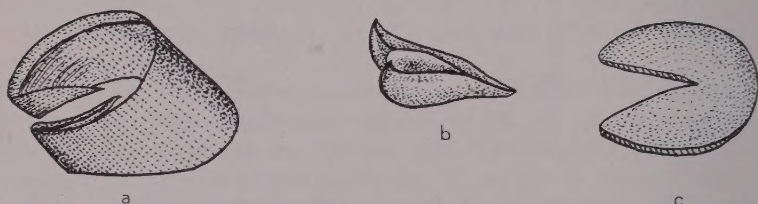


Fig. 11. — Schéma de la constitution du sabot du Cheval :
a = paroi (ou muraille); b = fourchette; c = sole. (D'après E. BOURDELLE, 1955).

moitiés — l'une interne, l'autre externe — et ceci permet de supposer qu'elle est formée par les onglons modifiés des doigts marginaux atrophiés (IIe et IVe).

Les stylets métapodiens rejetés, chez les Equidés actuels, sur l'arrière de chaque pied suggèrent, en effet, la possibilité de ce que chez les ancêtres plus proches de ces Périssodactyles, les doigts marginaux pouvaient n'avoir été que partiellement réduits.

Comme on le sait bien, chez les *Cervidae*, on voit la conservation soit de la partie supérieure, soit de la partie inférieure des métacarpiens des doigts marginaux (IIe et V^e^) et presque toujours des phalanges de ces derniers, dont les onglons ne touchent le sol que lors d'une course

(7) Dont la paroi (ou muraille) est complétée par la fourchette. Les médecins-vétérinaires français réservent le nom de sabot uniquement pour les Equidés, désignant les formations unguéales d'autres Ongulés du nom d'onglons.

rapide (fig. 12). Chez les Antilopes *(Bovidae)*, la réduction des éléments osseux marginaux des pieds est encore plus avancée : il n'en reste qu'un rudiment du Ve métacarpien, tandis que le Ve métatarsien est réduit à une tubérosité sur l'os canon; quant aux phalanges des doigts marginaux, elles n'existent plus chez certains genres, seuls leurs onglons étant conservés («ergots»).

Ceci suggère que chez les Equidés également, les phalanges des doigts marginaux subissant une atrophie complète, les onglons de ces doigts avaient pu se conserver; puis, se soudant l'un à l'autre, ces éléments kératineux ont pu former la fourchette du sabot; et pour la même raison que dans le cas des ergots du Chevreuil, la face originellement antérieure

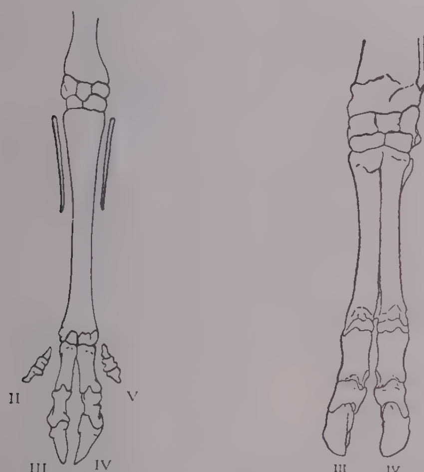


Fig. 12. — Squelette des pieds antérieurs : a) du Cerf, *Cervus elaphus*, et b) du Taureau domestique, *Bos taurus*. — Les métacarpiens des doigts marginaux (IIe et Ve) du Cerf sont amenés, sur ce schéma, de l'arrière de l'os canon sur les côtés de celui-ci.

des onglons des doigts II et IV disparus s'est trouvée, dans les pieds des Equidés, orientée en arrière. Le processus de la formation de sabots, au cours de l'évolution de la lignée ancestrale des Equidés, pourrait donc être figurée par le schéma ci-après (fig. 13).

On a depuis longtemps exprimé la supposition que les excroissances kératineuses, appelées « châtaignes » et qui se trouvent à tous les membres du Cheval et seulement aux membres antérieurs de l'Ane et des Zèbres, sont les vestiges des onglons des Iers doigts. En admettant cette hypothèse et celle, exprimée dans la présente note, de la constitution du sabot par les onglons de trois doigts (IIe, IIIe et IVe), et considérant l'ergot comme l'onglon du Ve doigt, on est en présence du nombre total des

onglons de l'extrémité des ancêtres les plus lointains des Ongulés actuels (8).

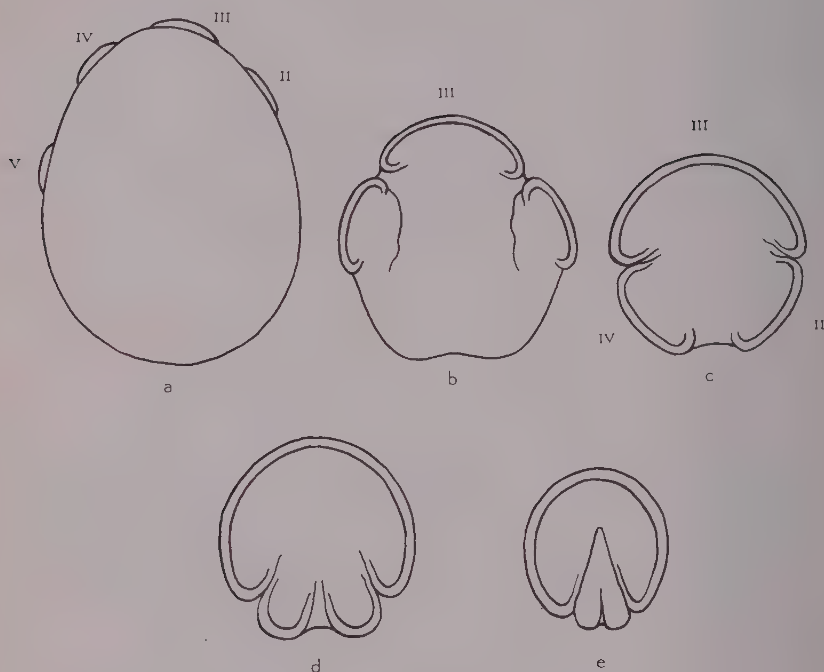


Fig. 13. — Jalons marquant la voie de l'évolution du pied des Equidés : a) stade représenté par le pied de l'Eléphant; b) stade auquel se trouve le pied du Rhinocéros; c) et d) stades transitoires hypothétiques; e) stade atteint chez les Equidés actuels (Schéma).

La tendance de réunir trois onglons d'un pied en un seul organe d'appui, en vue de rendre parfaitement onguligrade un animal monodactyle et d'augmenter la solidité de l'étui corné, dans lequel est enchâssé le bout libre du doigt unique de chacune de ses extrémités, est nettement exprimée dans la structure des pieds des nouveau-nés des Equidés actuels.

Ainsi, par exemple, chez un ânon qui vient de naître et qui ne s'est pas encore levé sur ses pieds (fig. 14 et 15), la pelote digitale dépasse

(8) En plus de nombreux caractères structuraux, physiologiques et éthologiques communs, l'unité génétique des *Ungulata* est attestée par un réflexe particulier propre aux mâles de cette catégorie de Mammifères : ils lèvent la lèvre supérieure après avoir senti l'urine des femelles de l'espèce dont ils font partie. Les naturalistes allemands appellent cette réaction : « das Flehmen ».

le bord de la lame cornée qui constitue la paroi du sabot; de chaque côté du pied, un sillon vertical sépare la partie antérieure de la pelote des deux parties postérieures correspondant aux deux moitiés de la future fourchette du sabot; ces parties sont délimitées l'une de l'autre par un sillon vertical qu'on voit de l'arrière et pigmentées au point de ne pas différer par la couleur de la lame cornée antérieure.

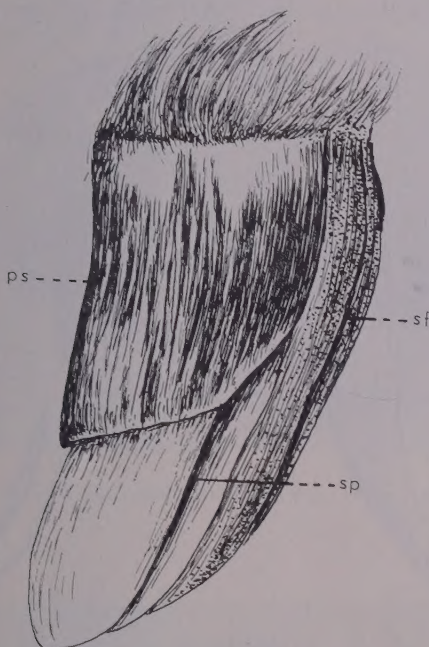


Fig. 14. — Pied antérieur gauche, vu de profil et légèrement de l'arrière, d'un ânon nouveau-né (*Asinus*, neonatus); ps = paroi du sabot ou onglon du doigt unique (III); sf = sillon de la fourchette; sp = sillon séparant de la partie antérieure de la pelote digitale la partie correspondant à la moitié gauche de la fourchette. (Grandeur naturelle).

On est donc en présence de trois zones kératogènes de l'épiderme, l'une donnant origine à la « paroi » du sabot, les deux autres, à la « fourchette » de celui-ci. Quelques temps après la naissance, la pelote digitale se contracte, par une sorte de desséchement de son tissu élastique, et sa pointe se rapproche du bord antérieur du sabot, tandis que les zones kératogènes postérieures reçoivent une position plus horizontale, conformément à la place que doit en définitive occuper la fourchette.

La réunion en un point de trois zones kératogènes donnant naissance aux éléments cornés du futur sabot, est parfaitement visible dans les

quatre pieds d'un fœtus de Cheval (fig. 16). Ces trois zones se rejoignent à la manière des onglons des trois doigts d'un pied postérieur d'un Tapir nouveau-né (fig. 17), chez lequel cependant chaque onglon gagne son indépendance.

Des coupes horizontales du sabot de l'ânon nouveau-né, effectuées au cours de cette étude, montrent l'identité de structure de la matière formant la paroi et de celle dont est faite la fourchette (fig. 18).

Si l'hypothèse ici exposée se révélait admissible, il faudrait en conclure que les Equidés actuels ne peuvent provenir que d'ancêtres tridac-



Fig. 15. — Pied postérieur gauche du même ânon nouveau-né : a) vue de profil et légèrement de l'arrière; b) vu de l'arrière et montrant la pigmentation de la fourchette. (Grandeur naturelle).

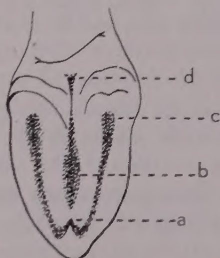


Fig. 16. — Vue plantaire d'un pied postérieur (gauche) d'un fœtus (de 5 mois) du Cheval (grandeur naturelle); a) point réunissant l'enveloppe de la paroi et de deux moitiés de la fourchette du futur sabot; b) sillon entre les deux moitiés de la fourchette; c) sillon séparant la fourchette de la paroi du sabot; d) pli de peau faisant suite au sillon b.

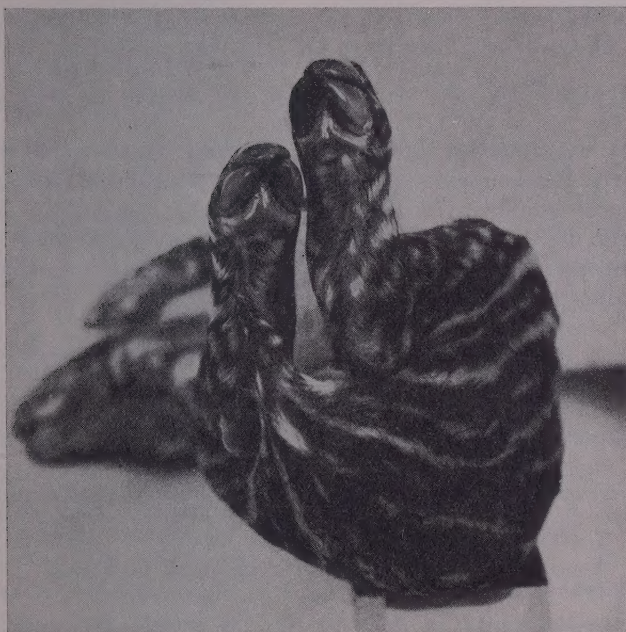


Fig. 17. — Vue plantaire des pieds postérieurs d'un Tapir américain nouveau-né.



Fig. 18. — Coupes horizontales successives du pied d'un ânon nouveau-né; ces coupes, d'une épaisseur d'environ 3 mm, ont été faites à peu près jusqu'au niveau se trouvant à hauteur des indications ps et sf de la figure 14 ci-devant; on voit que la fourchette gagne en importance quand la coupe passe plus haut.

tyles chez lesquels les doigts marginaux gardaient le contact avec le sol, tandis que tous les autres Hippomorphes tridactyles seraient à exclure de la lignée ancestrale des premiers, comme représentant des stades évités par l'évolution de cette famille (9).

Résumé.

Le secret du sabot des Equidés actuels semble résider dans le fait qu'il est constitué par la réunion des onglons de trois doigts dont un seul a conservé son squelette; les deux autres, déplacés sur la face postérieure dans chacun des pieds, ont fourni la matière kératineuse pour la formation de la « fourchette » du sabot, celle-ci n'ayant pas eu de raison d'exister au stade tridactyle de l'évolution des Hippomorphes.

Index bibliographique.

Abel, O.
1928. *Das biologische Trägheitsgesetz.* (Biologia Generalis, vol. IV, fasc. 1-2, 102 pp.)

Bourdelle, E.
1955. *Ordre des Périssodactyles.* (Dans : *Traité de Zoologie* publié sous la direction de M. P.-P. Grassé; tome XVII, fasc. 1, pp. 1002-1126; Paris, Masson et Cie.)

Bourdelle, E. et Bressou, C.
1937-1938. *Anatomie régionale des animaux domestiques. — Equidés.* (2me édition). (Paris, J.-B. Baillière et fils.)

Bressou, C.
1950. *Le pied des Tapiridés.* (Mammalia, Paris, tome 14, pp. 140-144.)

Lavocat, R.
1955. *Périssodactyles fossiles.* (Dans : *Traité de Zoologie* du Prof. P. P. Grasse, tome XVII, fasc. 1, pp. 1126-1162.)

Lull, R. S.
1907. *The Evolution of the Horse Family as illustrated in the Yale Collections.* (Amer. J. of Science, vol. 23, pp. 161-182.)

Matthew, W. D.
1926. *The evolution of the horse. A record and its interpretation.* (The Quarterly Review of Biology, vol. I, n° 2, pp. 139-185.)

Simpson, G. G.
1951. *Horses. The Story of the Horse Family in the Modern World and through Sixty Million Years of History.* (Oxford Univ. Press; New-York.)

Tobien, H.
1952. *Über die Funktion der Seitenzehen tridactyler Equiden.* (Neu. Jahrb. f. Geol. u. Pal., Stuttgart, vol. 96, pp. 137-172.)

Viret, J.
1958. *Perissodactyla.* (Dans : *Traité de Paléontologie* publié sous la direction de J. Piveteau; tome VI, vol. 2, pp. 368-498; Paris, Masson et Cie.)

Weber, Max.
1927-1928. *Die Saugetiere.* (2e éd., 2 vol.; Jena, G. Fischer.)

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

(9) Cette note étant déjà à l'impression, j'ai pu prendre connaissance du travail de H. Tobien (1952) qui considère que les ancêtres « paléogènes » des Equidés faisaient un emploi constant de leurs doigts marginaux.